

韦氏鳞蚘的精子结构(双尾目)*

薛鲁征 谢荣栋 杨毅明 尹文英

(中国科学院上海昆虫研究所, 上海 200025)

摘要 韦氏鳞蚘 (*Lepidocampa weberi*) 精子为细长的鞭毛精子, 成束排列成精索。顶体由三层结构组成; 核圆柱形, 接于顶体后; 鞭毛轴丝微管式为“9+9+2”, 9 条副微管排列不整齐, 集中于轴丝的一侧; 两条细长的线粒体衍生物位于顶体、核与轴丝之间, 贯穿于精子中部; 精子尾部围有大量片层结构。结果表明韦氏鳞蚘精子与康蚘精子较为接近, 但可能比康蚘精子更为特化。

关键词 韦氏鳞蚘 双尾目 精子 超微结构 种族发生

对于双尾虫(双尾目 Diplura)的系统分类地位, 虽然一般认为与跳虫(弹尾目 Collembola)及原尾虫(原尾目 Protura)有较近的亲缘关系, 同属内颚类(Entognatha) (Hennig, 1953, 1981; Kristensen, 1981); 但也有学者认为它们是节肢动物系演化中的独立分支, 内颚特征是三个目的趋同, 这种结构也在节肢动物的其它类群中出现过 (Manton, 1979)。进行双尾虫精子超微结构的比较研究, 不仅有利于分析双尾目各类群间的系统发生关系, 也能为内颚类昆虫的系统发生学研究提供必要的证据。

迄今, 已报道的双尾虫精子结构表明: 铁蚘 *Japax* sp. 与康蚘 *Campodea remyi* 的精子有较大的差异 (Baccetti 和 Dallai, 1973; Bareth, 1974; Dallai, 1974; Jamieson, 1987), 这与它们在外形态上的差异是一致的。本文记述了韦氏鳞蚘 *Lepidocampa weberi* 精子的详细结构, 并对其在系统发生中的意义作初步的探讨。

材 料 与 方 法

韦氏鳞蚘 (*Lepidocampa weberi* Oudemans, 1890) 雄性成虫于 1988 年 8 月采自浙江省西天目山。

活体在 2.5% 戊二醛固定液中解剖, 摘取精巢于上述固定液中固定, 1% 锇酸后固定, Epon 812/Araldite 混合包埋剂包埋, LKB-V 超薄切片机切片, 醋酸铀和柠檬酸铅双染, JEM-200 CX II 透射电镜观察。

结 果

韦氏鳞蚘的成熟精子成束排列成精索(图版 I:1, 2), 许多精子的头部埋入同一个球形粘液状物质(直径约 $3.2\mu\text{m}$) 中(图版 I:3), 粘液物质中央均匀致密, 外周为一层厚约 55—95nm 的中等电子密度层, 中等电子密度层外被有一层厚约 27nm 的膜状物。精子

本文于 1990 年 12 月收到。

国家自然科学基金资助项目。

* 文中插图由程义存同志复绘, 特此感谢。

细长,长约 $300\mu\text{m}$; 头端较细(图版 II:6), 直径约 $0.2\mu\text{m}$; 精子前半部扁柱状, 最宽处达 $0.72\mu\text{m}$ (图版 II:14); 精子尾部近圆柱状, 直径约 $0.7\mu\text{m}$ (图版 II:18)。精子可按结构分成顶体段、核段和尾段(图 1), 由于精子很长, 无法从完整纵切面来测得各区段的确切长度, 只能依据各区段横切面出现几率估计其所占长度比例。

顶体区段约占整个精子长度的 $1/4$ 。顶体为三层结构, 前端细胞膜下为“帽”状顶体外层(图版 I:3, II:6—11), 其前部较厚(图版 II:6), 约 42nm , 向后逐渐减薄, 至鞭毛基体位置, 顶体外层消失(图版 II:12), 其长度约 $0.55\mu\text{m}$; 顶体外层内形成低电子密度的顶体腔(图版 II:7—11), 腔内有一层致密的管鞘(图版 II:8—14), 鞘内为实心圆柱状的内柱, 由致密物质构成, 致密鞘和内柱前端圆锥状, 后端一直延伸到核前端。靠贴于致密鞘前部, 开始形成鞭毛轴丝的基体, 最初由致密颗粒浓集在一起(图版 II:9), 向后逐渐增粗成管状(图版 II:10), 并与致密鞘相脱离, 先是呈 9 个排列成半圆形的单微管(图版 II:11), 而后发展成“9 + 0”的双微管结构(图版 II:12), 边围双微管呈螺旋放射状排列, 但无动力蛋白侧臂和辐射连接, 而代之以致密的颗粒状物质, 其后“9 + 2”轴丝结构完善(图版 II:13), 侧臂及辐射连接明显, 轴丝直径约 $0.2\mu\text{m}$, 位于与内柱相对的细胞另一侧。从双微管的起始端部位向后, 在轴丝和内柱之间形成对称的两片高尔基起源膜(图版 II:12—14), 宽约 52nm , 向后延伸到内柱消失部位; 高尔基起源膜与轴丝之间有两细长的线粒体衍生物, 其前端细, 与高尔基起源膜的起始端并齐, 向后逐渐增粗, 并一直延伸到尾段(图版 II:12—18), 其横截面近三角形, 纵切面呈许多扁块状物质靠叠, 无明显的线粒体嵴(图版 I:4); 除了 9 条边围双微管和 2 条中央微管外, 精子轴丝还具有 9 条副微管, 由于其长度不等, 在顶体区段仅出现 4 条(图版 II:13, 14), 开始于线粒体衍生物前端稍后部位, 其中 2 条位于线粒体衍生物之间, 近高尔基起源膜之内侧, 另外 2 条位于线粒体衍生物与“9 + 2”轴丝之间, 近 1、7 号双微管处。

核区段约占精子总长的 $1/2$ 多, 整个区段结构较为一致(图版 I:2)。核圆柱状, 直径约 $0.15\mu\text{m}$, 接于顶体内柱后, 染色质浓聚, 呈均匀致密状(图版 II:15); 轴丝位于核相对的一侧, 副微管仍见 4 条, 位置与顶体段同; 核与轴丝之间的 2 条线粒体衍生物略细于顶体段后部; 在线粒体侧面近核和质膜处, 对称地形成 2 条粗约 50nm 的副体, 副体长度与核柱一致。

尾区段约占精子总长的 $1/4$ 弱。质膜下形成大量片层围裹细胞外周部位(图版 I:5),

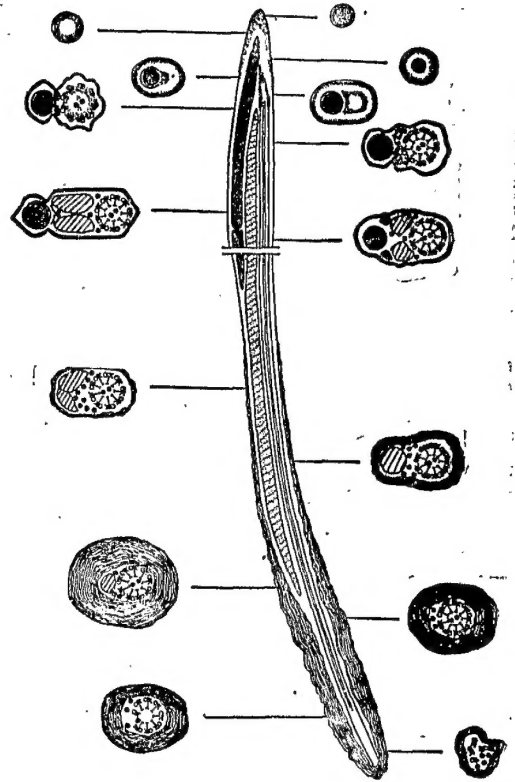


图 1 韦氏鳞蚘精子结构模式图

并逐渐向后增多,到尾端再减少,最厚处达 $0.2\mu\text{m}$ 。尾段前部两条线粒体衍生物靠贴(图版 II:16),相互融合成一条圆柱状(图版 II:17、18),并逐渐变细以至消失。轴丝位于线粒体衍生物的相对一侧,在此区段的前部曾出现 9 条副微管(图版 II:16),均集中分布在线粒体衍生物与轴丝第 1、8 和 9 号双微管之间的区域内,而后逐步减少,在尾区段后部通常只有 3 条(图版 II:19、20),轴丝的边围双微管和中央微管在精子末端逐渐分解成单微管并减少消失(图版 II:20、21)。

讨 论

迄今为止,已进行的双尾虫精子研究主要集中在铈蚱科 (Japygidae) 和康蚱科 (Campodeidae), 这两个科包括了双尾虫的大多数类群。铈蚱科和康蚱科在外部形态以及消化道构造方面有较大差异 (Dallai 和 Burroni, 1982; Xue 等, 1990;), 精子的研究结果进一步证实了这种差异 (Baccetti 和 Dallai, 1973; Bareth, 1974; Dallai, 1974; Jamieson, 1987)。

铈蚱精子顶体为双层,即含有半球形的内锥;两条线粒体衍生物保留了横嵴;轴丝微管式为“9+2”,有 5 条副微管,但被认为不是双微管起源的,而与线粒体发生相关 (Baccetti 和 Dallai, 1973)。这些形态在双尾虫精子中都显得较为特殊。

康蚱和 *C. sp.* (Campodeidae) 精子具有非常长的顶体,双层结构,含长柱形内柱;两条线粒体衍生物亦保留有规则的横嵴;轴丝为“9+9+2”微管式,但 9 条副微管分别集中整齐排列在轴丝的两侧(一侧为 3 条,另一侧为 4 条)和两条线粒体衍生物之间(2 条),在只有一条线粒体衍生物的部位,副微管分列两侧为 4 条和 5 条,精子形成过程表明 9 条副微管起源于双微管亚纤丝突起 (Baccetti 和 Dallai, 1973; Bareth, 1974)。显然康蚱精子的轴丝微管式比铈蚱精子更接近于有翅类昆虫 (Baccetti, 1979)。

鳞蚱和康蚱同属康蚱科,但分属于两个不同的亚科:鳞蚱亚科 (Lepidocampinae) 和康蚱亚科 (Campodeinae)。韦氏鳞蚱的精子形态与康蚱较为接近,但亦存在许多明显的差异,如:(1)顶体为三层结构;(2)直接接于顶体后的是核而不是轴丝;(3)形成两片高尔基起源膜;(4)没有领的构造;(5)线粒体衍生物中的嵴不明显,而呈排列整齐的扁块结构;(6)轴丝微管式虽然也是“9+9+2”,但 9 条副微管排列更不整齐,集中在线粒体衍生物与 1、8 和 9 号双微管之间的区域内。Baccetti 和 Dallai (1973) 曾报道,康蚱精细胞中副微管曾典型地如同其它有翅类昆虫精子那样均匀分布于 9 条双微管四周,而后在成熟过程中才逐渐迁移到两侧部位。根据生物发生律,这是否说明了双尾虫精子副微管分布位置的“混乱”是一种次生现象,或许它们祖先的精子轴丝微管式排列更接近于常规的“9+9+2”状态。因此从以上(1)(3)(5)(6)来看,鳞蚱精子可能比康蚱精子显得更特化一些。

尽管上述各类群的双尾虫精子存在着不同程度的差异,但它们仍具有一些共同特征:

- (1) 成熟精子排列成精索。
- (2) 顶体长,呈多层结构。
- (3) 核长圆柱状。
- (4) 有排列不规则的轴丝副微管出现。

(5) 线粒体衍生物呈长条状。

这些基本特征能够为双尾目作为一个单系进化群提供证据。然而, 双尾虫精子与原尾虫和跳虫精子之间存在着极大的差异 (Baccetti 等, 1973; Dallai, 1967、1970、1974; Dallai 和 Yin, 1983; Dallai 等, 1990; Krzysztowicz 和 Byczkowska, 1966; Xue 等, 1991; Yin 等, 1989; Yin 等, 1985; 尹文英等, 1985、1987; 尹文英和薛鲁征, 1987; 薛鲁征和尹文英, 1988), 前者具备了一些昆虫精子的典型特征 (Baccetti, 1979), 而后者则反映了高度分化的独特衍征。

参 考 文 献

- 尹文英、吴敦肅、杨毅明 1985 格阮(壁阮科, 原尾目)精子的超微形态观察和精子形成的研究。昆虫学研究集刊 5: 323—7。
- 尹文英、吴敦肅、杨毅明 1987 拟异阮和古阮精子的超微形态和精子形成的研究(原尾目: 古阮科)。昆虫学报 30 (4): 419—22。
- 尹文英、薛鲁征 1987 华山夕阮精子的变化型轴丝和精子形成的研究(原尾目, 夕阮科)。昆虫学研究集刊 7: 121—25。
- 薛鲁征、尹文英 1988 双腰富阮精子和精子发生的研究及其在系统发生中的意义(原尾目)。昆虫学研究集刊 8: 125—30。
- Baccetti, B. 1979 Ultrastructure of sperm and its bearing on arthropod phylogeny, In A. P. Gupta (ed.): Arthropod Phylogeny, pp. 609—667. Van Nostrand Reinhold, New York.
- Baccetti, B. & R. Dallai 1973 The spermatozoon of Arthropoda. XXV. New accessory tubule patterns in the sperm tail of Diplura. *J. Microscopic* 16: 341—4.
- Baccetti, B., R. Dallai & B. Fratello 1973 The spermatozoon of Arthropoda. XXII. The "12+0", "14+0" or flagellate sperm of Protura. *J. Cell Sci.* 13: 321—35.
- Bareth, C. 1974 An ultrastructural study of the spermtids of Campodea *C. remyi* Denis (Diplura Campodeidae) at the bundle stage. *Cell Tissue Res.* 149: 555—66.
- Dallai, R. 1967 Lo spermatozoo degli Artropodi. I. *Anurida maritima* (Guerin) ed *Orchesella villosa* (Geoffroy) (Insecta. Collembola) *Atti. Accad. Fisiocritici. Siena* 17: 468—76.
- Dallai, R. 1970 The spermatozoon of Arthropoda. XI. Further observations on Collembola. In B. Baccetti (ed.): Comparative Spermatology, pp. 275—279. Accademia Nazionale dei Lincei-Rome & Academic Press-New York-London.
- Dallai, R. 1974 Spermatozoa and phylogenesis -A few data on Insecta apterygota. *Pedobiologia. Bz.* 14: 148—56.
- Dallai, R. & D. Burroni 1982 Fine structure of the pyloric region and Malpighian papillae of Diplura. *Mem. Soc. Ent. Ital. Genova* 60(1981): 125—35.
- Dallai, R., L. Xue & W. -y. Yin 1990 Aflagellated spermatozoa of *Huhenstomon* and *Acerella* (Protura, Apterygota). *Int. J. Insect Morphol. & Embryol.* 19(3/4): 211—7.
- Dallai, R. & W. -y. Yin 1983 Sperm structure of *Sinentomon* (Protura) and phylogenetic consideration. *Pedobiologia* 25: 313—6.
- Hennig, W. 1953 Kritische Bemerkungen zum phylogenetischen System der Insekten. *Beitr. Ent.* 3 Sonderheft: 1—85.
- Hennig, W. 1981 Insect Phylogeny. Wiley. Chichester. pp. 101—109.
- Jamieson, B. G. M. 1987 The Ultrastructure and Phylogeny of Insect Spermatozoa. Cambridge University Press.
- Kristensen, N. P. 1981 Phylogeny of insect orders. *An. Re. Ento.* 26: 135—7.
- Krzysztofowicz, A. & W. Byczkowska-Smyk 1966 Preliminary investigations on the fine structure of spermatozoa of *Tetrodontophora bielensis* (Waga) (Collembola). *Acta Biol. Cracov.* 9: 551—8.
- Manton, S. M. 1979 Functional morphology and the evolution of the hexapod classes. In Gupta, A. P. (Ed.) Arthropod Phylogeny. Van Nostrand Reinhold Co., New York. pp. 669—735.
- Oudemans, J. T. 1890 Apterygota des indischen Archipels. In M. Weber (ed.): Zoologische Ergebnisse einer Reise in Niederländisch-Ostindien, I: 73—92. Leiden.
- Xue, L., R. Dallai & W. -y. Yin 1990 Fine structure of the midgut and hindgut in *Lepidocampa weberi* (Insecta, Diplura). *Acta Zool. Stockh.* 71(4): 201—9.

- Xue, L., W. -y. Yin, G. Imadaté & K. Ishii 1991 A new model of proturan sperm structure in *Nipponentomon nippon* (Acerentomidae, Protura). *Jap. J. Ent.* 59(3): 569—75.
- Yin, W. -y., R. Dallai & L. Xue 1989 Sperm evolution in Protura. In R. Dallai (ed.): 3rd International Seminar on Apterygota, pp. 195—198. University of Siena.
- Yin, W. -y., Y. Yang, L. Xue & R. Dallai 1985 A "13+0" axonemal pattern in the spermatozoon of *Neocondeellum dolichosarsum* (Insecta, Protura). *J. Ultrastruct. Res.* 93: 179—85.

THE SPERM STRUCTURE OF THE DIPLURAN *LEPIDOCAMPA WEBERI* (ENTOGNATHA: DIPLURA)

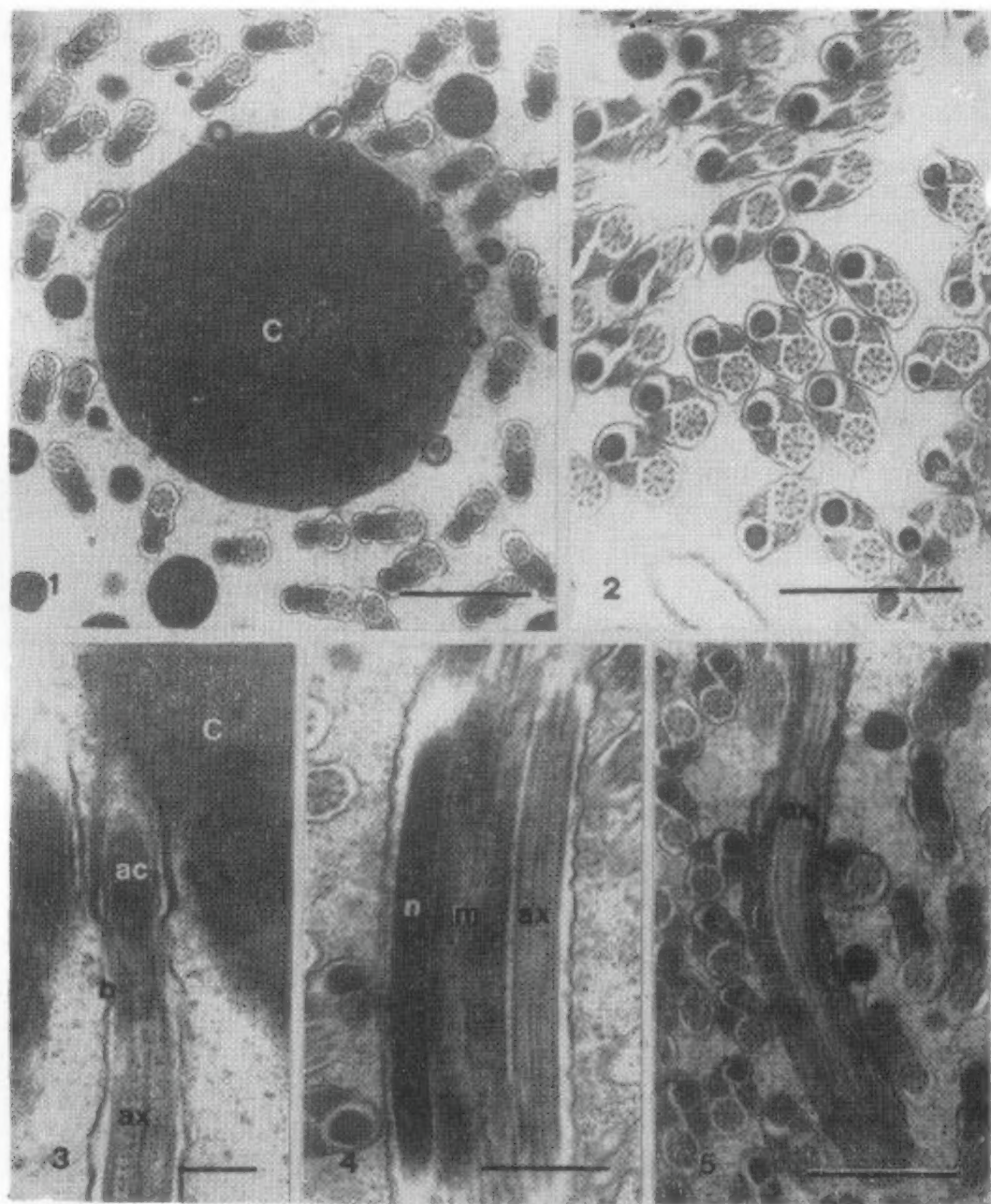
XUE LU-ZHEN XIE RONG-DONG YAN YI-MING YIN WEN-YING

(Shanghai Institute of Entomology, Academia Sinica, Shanghai 200025)

The spermatozoa of the dipluran *Lepidocampa weberi* (Lepidocampinae) are long (about 300 μm) flagellate cells arranged in bundles forming the spermatodesm in the testis. The conical acrosome is triple-layered and composed of an extracrosomal layer, a dense sheath and an inner rodlet. The anterior part of the extracrosomal layer merges in the cement material of the spermatodesm. The nucleus following the inner rodlet is long and cylinderlike (0.15 μm in diameter) with dense chromatin. The axoneme beginning almost at the anterior end of the dense sheath and extending to the posterior end of the spermatozoon has a conventional 9+9+2 pattern albeit the accessory tubules are disordered and shifted towards one side of the axoneme adjacent to the doublets 1, 8 and 9. On the flank of the axoneme there are two thin elongated mitochondrial derivatives which combine into one at the posterior part. No cristae are visible. Two dense accessory bodies (about 50 nm in diameter) can be observed in the middle segment of the spermatozoon. The posterior segment of the spermatozoon is surrounded by many lamellae.

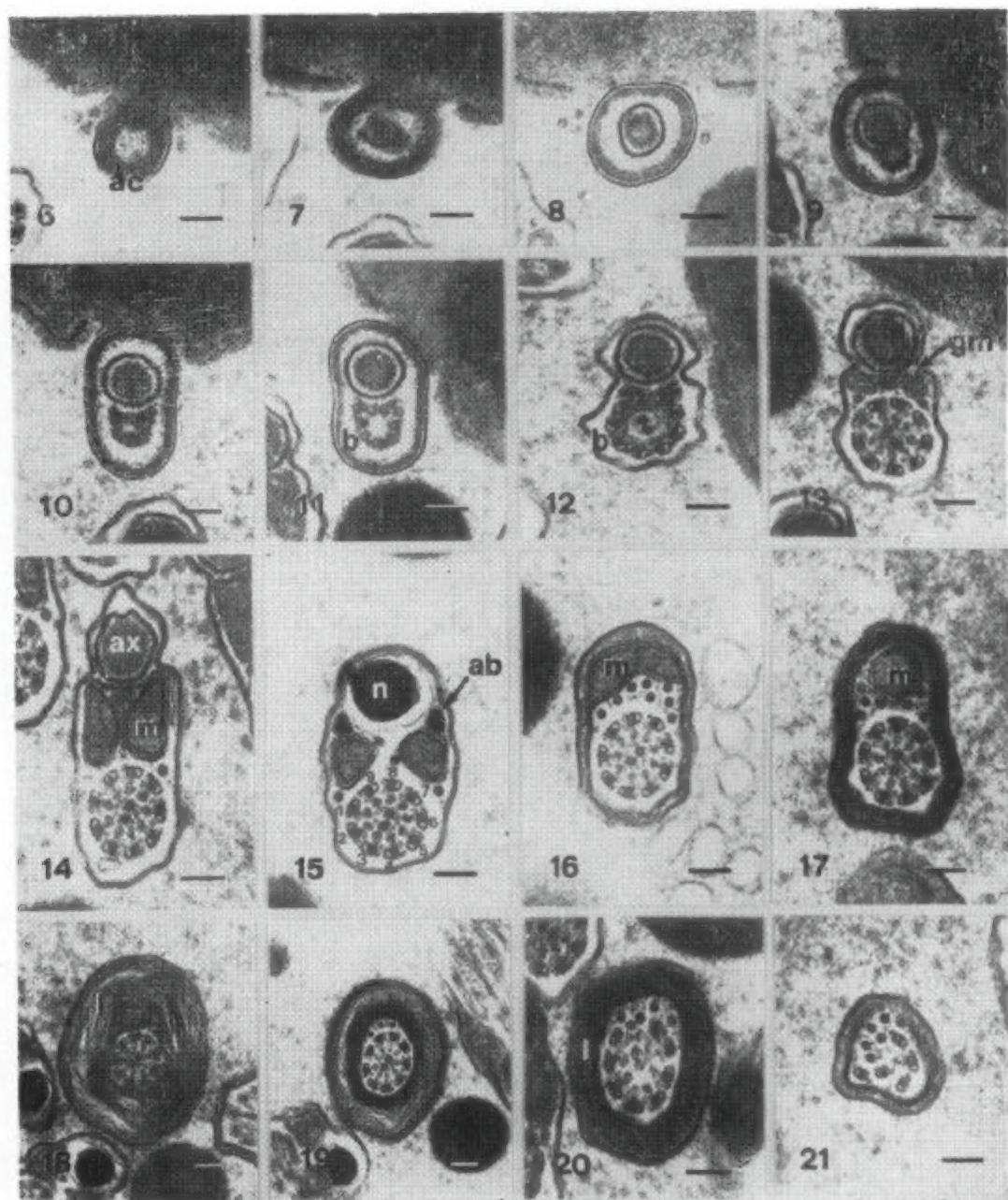
The spermatozoon of *L. weberi* is compared with that of other diplurans examined to date. It seems similar to that of *Campodea* but more specialized.

Key words *Lepidocampa weberi*——Diplura——spermatozoon——ultrastructure——phylogeny



1.精索横切面,许多精子头部埋入同一个球形粘液物质中。长度标线=1 μ m 2.精子中段横切面。长度标线=1 μ m 3.精子头部纵切面。长度标线=0.2 μ m 4.精子中段纵切面。长度标线=0.5 μ m 5.精子尾部纵切面。长度标线=1 μ m

ac. 顶体 ax. 轴丝 b. 轴丝基部 c. 粘液物质 l. 片层 m. 线粒体 n. 核



6—21. 韦氏鳞蚘精子前端至后端系列横切面。所有图中长度标线=0.1 μ m

ac. 顶体 ab. 副体 ax. 轴丝 b. 轴丝基部 gm. 高尔基体起源膜 l. 片层 m. 线粒体 n. 核